Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

Anton Dohrn.

Mit Tafel 22.

XIV. Über die erste Anlage und Entwicklung der motorischen Rückenmarksnerven bei den Selachiern.

Den Anstoß zu den Untersuchungen, deren Ergebnisse im Nachfolgenden dargestellt sind, empfing ich durch die Angabe JULIN's, er habe an den motorischen Rückenmarksnerven von *Petromyzon* sympathische Ganglien aufgefunden. Bekanntlich verschmelzen bei den Cyclostomen die sensiblen und motorischen Nerven nicht zu einem gemeinsamen Stamme: wäre es also richtig, dass solche Ganglien an den motorischen Nerven vorkommen, so könnten sie nur autochthon dort entstanden sein, d. h. sie müssten im Verlaufe der motorischen Nerven selbst von ursprünglich dem Medullarrohr angehörenden Zellen gebildet werden.

So wenig Zutrauen ich auch den Angaben JULIN's schenkte, so bewog mich doch ein zweiter Umstand, die Untersuchung bei Selachiern aufzunehmen. Bei seiner letzten Anwesenheit in der Zool. Station hatte Dr. VAN WIJHE die Güte, mich auf die rundlichen Körper aufmerksam zu machen, die er an den Wurzeln der Selachierembryonen auf dem Stadium *O* BALFOUR's beobachtete und nicht zögerte, für Ganglien zu halten[1]. Es war naheliegend, diese Beobachtung VAN WIJHE's mit den Angaben JULIN's in Zusammenhang

[1] Vgl. VAN WIJHE, Über die Entwicklung des Excretionssystems und anderer Organe bei Selachiern. in: Anat. Anzeiger 3. Jahrg. pag. 76.

zu bringen; um so näher aber lag die Pflicht, zunächst durch sorgfältige Untersuchung bei den Selachiern selbst den Ursprung und die Natur dieser sog. Ganglien festzustellen, eine Untersuchung, die um so mehr versprach, als ja die Fundamentalfrage nach der Entstehung der Nervenfasern weit davon entfernt ist, als gelöst zu gelten, und bei dieser Untersuchung möglicherweise der Lösung näher gebracht werden konnte.

Durch BALFOUR's Forschungen über die Embryologie der Selachier ward zum ersten Mal wahrscheinlich gemacht, dass die sympathischen Ganglien Theilstücke der Spinalganglien seien. Spätere Forscher bestätigten dieses Resultat, und meine eigenen Untersuchungen machen es mir unzweifelhaft, dass damit die Wahrheit getroffen ist.

Hieraus folgt, dass die sympathischen Ganglien der Selachier und höheren Wirbelthiere Abkömmlinge derjenigen Partie des Medullarrohres sind, welche als Ganglienleiste, Zwischenstrang etc. bekannt ist, über deren Ursprungsart und -ort noch mancherlei Meinungsverschiedenheiten bestehen. Es kann kein Zweifel darüber obwalten, dass diese Ganglienleiste ein Product derjenigen Partie des Medullarrohres ist, welche am längsten mit dem Ectoderm in unmittelbarem Contact steht, sich am spätesten von ihm ablöst — also derjenigen Medullarzellen, welche das Dach oder die Verschlussstelle des Medullarcanales bilden.

Die motorischen Nerven entstehen nun so weit entfernt von dieser Schlussstelle des Medullarrohres als möglich; sollten also auch in ihrem Verlaufe sympathische Ganglienzellen eingeschaltet vorkommen, so könnten sie bei Selachiern und allen höheren Vertebraten nur aus dem sensiblen Ganglion in den Lauf der motorischen Fasern an der Vereinigungsstelle der beiden Stämme übergegangen oder von Anfang an, freilich aus einem andern Bezirk des Medullarrohres, in die Wurzeln der motorischen Nerven eingetreten sein.

Bei *Petromyzon* müsste von der ersten Möglichkeit ganz abgesehen werden, da die sensiblen und motorischen Stämme sich niemals vereinigen. Es bliebe da nur übrig, die Ursprungsstelle der vermeintlichen sympathischen Ganglien in der ventralen Partie des Rückenmarks selbst zu suchen.

Es giebt nun wenig Thatsachen in der Morphologie und Anatomie der Wirbelthiere, über welche eine solche Einstimmigkeit herrscht, wie darüber, dass im Laufe der motorischen Nerven keine Ganglien aufgefunden werden. Ja, diese Thatsache wird auch aus-

drücklich von demjenigen Forscher betont, BALFOUR, der die Abstammung der sensiblen Ganglien aus dem Rückenmark nachgewiesen hat, zugleich aber auch die Auffassung vertritt, dass die motorischen Nervenfasern eben so wie die sensiblen »are for their whole length originally formed as outgrowths of the central nervous system. As the nerve-fibres become differentiated from the primitive spindle-shaped cells, the nuclei become relatively more sparse« etc. (Comp. Embryol. II pag. 372 Anm.[1]). BALFOUR vertritt demnach, wie wohl bekannt, die Auffassung, dass die Nervenfasern, sensible sowohl wie motorische, aus einer irgend wie gearteten Verschmelzung spindelförmiger Medullarzellen hervorgehen — trotzdem aber sagt er ausdrücklich (l. c. pag. 373) »the anterior roots differ from the posterior in . . . . . never developing a ganglion«.

Dass Forscher wie KÖLLIKER, HIS und Andere, welche die motorischen Nerven als auswachsende Achsencylinder im Medullarrohr verbleibender Zellen betrachten, noch weniger geneigt sein können, der Angabe Glauben zu schenken, in den Lauf der motorischen Nerven seien sympathische Ganglien eingeschaltet, ist selbstverständlich.

Um so bemerkenswerther musste es also sein, als vor kurzer Zeit VAN WIJHE über seine bereits erwähnte Beobachtung das Folgende veröffentlichte (Anat. Anzeiger 3. Jahrg. pag. 76):

»Bei Embryonen des Stadiums *O* besitzt die ventrale Wurzel eines jeden Spinalnerven an der Stelle, wo dieselbe die Dura mater durchbohrt, eine zellige Verdickung, welche einem Ganglion täuschend ähnlich ist. Diese Ähnlichkeit wird noch dadurch erhöht, dass aus der Verdickung viel mehr Nervenfäden nach der Peripherie treten, als dieselbe aus dem Rückenmarke erhält. Die Verdickung verschwindet aber später, da ihre Zellen sich wohl auf den Nerv ausbreiten. Ich erwähne dieses, da ähnliche embryonale Verdickungen an ventralen Kopfnerven vorkommen und gegen die Deutung dieser Nerven als ventrale Wurzeln angeführt worden sind.«

Und dazu noch die Anmerkung:

---

[1] In seiner Schrift »Über die Entwicklung des sympathischen Nervensystems« (Arch. f. Mikr. Anat. 26. Bd. 1885. pag. 565) erwähnt ÓNODI abnormer Entwicklungsfälle, welche die Verbindung der vorderen Wurzeln mit dem Spinalganglion und das Hineingelangen von Ganglienzellen in die Bahn der vorderen Wurzeln betreffen. Über die Verbindung der motorischen Nerven mit dem Spinal- resp. dem sympathischen Ganglion wird ein späterer Aufsatz die Ergebnisse meiner Studien bringen.

»In Betreff der zelligen, nicht faserigen Structur der ventralen Wurzeln bei ihrem ersten Auftreten muss ich BALFOUR vollständig Recht geben.«

Damit also ist eine Frage aufgeworfen, die um so mehr einer genauen Untersuchung werth ist, als sie zugleich die principielle Frage berührt, wie wir uns überhaupt die Entstehung der Nervenfasern vorzustellen haben, und welchen Werth die Medullarzellen besitzen, die in die Bildung der sensiblen Ganglien und der aus ihnen hervorgehenden Nervenfasern wie in die Wurzeln der motorischen Nerven nach BALFOUR und VAN WIJHE eingehen.

Die Untersuchungen, welche ich in dieser Hinsicht angestellt habe, sind an Embryonen von *Pristiurus*, *Scyllium canicula* und *catulus*, *Mustelus*, *Torpedo* und *Raja* gemacht worden. Das Ergebnis derselben ist das Folgende.

1. Erste Entstehung der motorischen Wurzeln.

Alle früheren Autoren stimmen darin überein, dass die Anlage der sensiblen Spinalganglien früher erfolgt, als die der motorischen Wurzeln. Belege für diese Angabe beizubringen, halte ich nicht für erforderlich, da in fast allen früheren Darstellungen des Ursprungs der Nervenwurzeln sehr ausführliche litterar-historische Nachweise, die bis auf C. E. v. BAER zurückgreifen, zu finden sind. Es würde den Umfang dieser Studie allzu sehr vergrößern — und so begnüge ich mich damit, die Darstellung von drei Autoren, BALFOUR, HIS und SAGEMEHL besonders zu berücksichtigen, da es ihre Angaben zum größten Theile sind, die den heutigen Anschauungen theils zu Grunde liegen, theils die bestehenden Meinungsverschiedenheiten verursacht haben, oder aber auch, wie ich zu zeigen hoffe, in eine gewisse Verbindung gebracht, der Wahrheit bruchstückweise am nächsten kommen.

Nach BALFOUR verhält es sich folgendermaßen mit dem Auftreten der vorderen Wurzeln (Comp. Embr. II pag. 372 u. 373):

»The anterior roots of the spinal nerves appear somewhat later than the posterior roots, but while the latter are still quite small. Each of them arises as a small but distinct conical outgrowth from a ventral corner of the spinal cord, before the latter has acquired its covering of white matter. From the very first the rudiments of the anterior roots have a somewhat fibrous appearance and an in-

distinct form of peripheral termination, while the protoplasm of which they are composed becomes attenuated towards its end. — The anterior roots grow rapidly, and soon form elongated cords of spindle-shaped cells with wide attachments to the spinal cord. At first they pass obliquely and nearly horizontally outwards, but, before reaching the muscle-plates, they take a bend downwards.«

Und in der oft citirten Anmerkung sagt BALFOUR weiter:

»I do not propose in this work entering into the histogenesis of nerves, but may say that for the earlier stages of their growth at any rate, my observations have led me in many respects to the same results as GÖTTE, except that I hold that adequate proof is supplied by my investigations to demonstrate that the nerves are for their whole length originally formed as outgrowths of the central nervous system. As the nerve-fibres become differentiated from the primitive spindle-shaped cells, the nuclei become relatively more sparse, and this fact has probably misled KÖLLIKER. LÖWE, while admitting the existence of nuclei in the nerves, states that they belong to mesoblastic cells which have wandered into the nerves. This is a purely gratuitous assumption, not supported by observation of the development.«

Dieser Auffassung, welche in ihren Hauptzügen schon in BALFOUR's ersten Arbeiten über die Entwicklung der Selachier enthalten ist, tritt HIS in entschiedener Weise in einem Aufsatze »Über die Anfänge des peripherischen Nervensystems« (Arch. Anat. Entw. Jahrg. 1874. pag. 455 ff.) gegenüber. Bezüglich der Anfänge der motorischen Nerven heißt es daselbst l. c. pag. 479:

»Meine erneuten Untersuchungen haben zur Bestätigung des älteren Ergebnisses geführt, wonach die vorderen Wurzelfasern als kernlose Fäden auftreten, an welchen eine Zusammensetzung aus Zellen zu keiner Zeit erkennbar ist. — Zwischen die primitiven Wurzelfasern treten in einer späteren Zeit spindelförmige Bindegewebszellen, aus welchen die Scheiden der Fasern und das Neurilemm hervorgehen.

»Dieselbe primitive Wurzelform findet sich nicht allein bei Säugethier- und Vogelembryonen, ich kenne dieselbe auch von Knochenfischen und von Haifischen. BALFOUR beschreibt bei Embryonen von Haien und Rochen Zellenstränge, welche dem Rückenmarke entstammen und die vorderen Wurzeln bilden sollen. Ich habe mir vergebliche Mühe gegeben, das von BALFOUR angegebene Entwicklungsstadium bei Haifischembryonen (Rochen standen mir

nicht zu Gebote, aufzufinden. Bevor weiße Substanz da ist, finde ich keinerlei Andeutung von Vorgebilden vorderer Wurzeln. Auch nachdem die ersten Schichten weißer Substanz aufgetreten sind, sind vordere Wurzeln nicht gleich zu sehen[?]; bald nachher aber sind sie als kernlose Fäserchen vorhanden, die in ihrer ganzen sichtbaren Ausdehnung keine Verbindung mit Zellen enthalten etc.«

Hierauf bemerkte BALFOUR in derselben schon oben citirten Anmerkung:

»The cellular structure of embryonic nerves is a point on which I should have anticipated that a difference of opinion was impossible, had it not been for the fact that HIS and KÖLLIKER, following REMAK and other older embryologists, absolutely deny the fact. I feel quite sure that no one studying the development of the nerves in Elasmobranchii with well preserved specimens could for a moment be doubtful on this point, and I can only explain HIS' denial on the supposition that his specimens were utterly unsuited to the investigation of the nerves.«

Bei so stark betontem Gegensatz war begreiflich, dass von dritter Seite neue Untersuchungen unternommen wurden, um einer Entscheidung näher zu kommen. SAGEMEHL versuchte den Streit zu schlichten. Aus seinen »Untersuchungen über die Entwicklung der Spinalnerven 1882«, die an *Petromyzon*, am Hecht, am Frosch, an der Eidechse und dem Hühnchen ausgeführt wurden, gelangte er zu dem Schluss, so weit die motorischen Nerven in Frage standen, dass HIS Recht, BALFOUR Unrecht habe. Er sagt l. c. pag. 19 ff. bei Darstellung des Befundes an *Petromyzon*:

»Die erste Anlage der ventralen Wurzel sieht man etwas früher, als die der dorsalen auftreten, sehr bald, nachdem die ersten Spuren der weißen Substanz als dünner Beleg von Längsfasern an den lateral-ventralen Theilen des Rückenmarks sichtbar geworden sind, und zu einer Zeit, wo in den dem Rückenmark zunächst gelegenen Theilen der Muskelplatte quergestreifte Muskelsubstanz sich zu bilden beginnt; in dem vorderen Theile des Rumpfes also etwa um den Tag des Ausschlüpfens der jungen Neunaugen. Die ventrale Wurzel stellt in diesem Stadium ein Bündel von noch nicht 0,003 mm Durchmesser dar, welcher aus feinen embryonalen Nervenfasern besteht, die genau das Ansehen der Fasern haben, wie sie um diese Zeit in der weißen Substanz des Rückenmarks vorkommen. Ob die motorische Wurzel in diesem Stadium die Muskeln noch nicht erreicht hat, oder ob ihre Fasern nur nach kurzem Verlauf nach allen Rich-

tungen aus einander strahlen und sich dadurch in dem umgebenden Bindegewebe der Beobachtung entziehen, kann ich nicht entscheiden.«

Ferner l. c. pag. 32:

»Was die Entstehung der ventralen Wurzel betrifft, so war deren erste Anlage an Eidechsenembryonen zu sehen, deren Darm schon geschlossen war, und welche die erste Anlage der beiden Extremitätenpaare zeigten. Bei Embryonen aus diesem Stadium, deren Rückenmark an den lateral-ventralen Theilen einen dünnen Beleg von weißer Substanz wahrnehmen ließ, war die motorische Wurzel als ein dünnes Faserbündel von 0,004 mm Dicke zu sehen, welches sich eine ganz kurze Strecke weit in dem Bindegewebe verfolgen ließ. Bei einem älteren Embryo war die ventrale Wurzel schon ein breiter Strang von 0,012 mm Durchmesser, dem dorsal das große Spinalganglion dicht anlag und welcher sich weit in das Gewebe des mittleren Keimblattes hinein verfolgen ließ. Sie bestand aus unmessbar feinen embryonalen Nervenfasern, zwischen welchen einzelne Zellen lagen, die vollständig mit den Zellen des umgebenden Bindegewebes in Größe und Structur übereinstimmten. Der Annahme, dass diese Zellen von dem Medullarrohre herstammen, widerspricht schon der Umstand, dass letzteres wahrscheinlich noch vor der Entstehung der motorischen Wurzel, jedenfalls aber zu einer Zeit, wo die motorische Wurzel noch ganz schwach ausgebildet ist und keine Zellen enthält, an den lateral-ventralen Theilen von einem Mantel weißer Substanz umgeben wird, der ein Herauswuchern von Zellen mit den Fasern nicht gestatten würde.«

His seinerseits ist noch mehrfach auf diese Frage eingegangen, hat aber nur Anlass gefunden, seine früheren Angaben, auch mit Berufung auf Sagemehl, aufrecht zu halten.

Über den eigenthümlichen Standpunkt, den Götte in dieser Frage einnimmt, gehe ich an dieser Stelle nicht ein.

Meine eigenen Untersuchungen ergeben nun die folgenden Resultate.

Zunächst ist es mir gelungen, die Entstehung der motorischen Wurzeln noch ein Stadium früher zurückzuverfolgen, als selbst Balfour, dem ich im Gegensatz zu His und Sagemehl durchaus beipflichten muss, dass dieselben früher entstehen, als eine Spur der weißen Substanz am Rückenmark sichtbar wird. Balfour giebt an, dass die vorderen Wurzeln etwas später entstehen, als die hinteren: ich setze voraus, dass damit gesagt sein soll, als die zugehörigen hinteren Wurzeln, d. h. die desselben Metamers, denn es ist selbstverständlich, dass die vorderen Wurzeln

der Schwanzsegmente später entstehen, als die hinteren Wurzeln der Kopfsegmente. Ich kann aber den Nachweis an mehr als einer Schnittserie führen, dass die vorderen Wurzeln bereits deutlich wahrgenommen werden, ehe noch eine einzige Medullarzelle den Anfang zur Bildung der hinteren Wurzeln im BALFOUR'schen Sinne, d. h. der eigentlichen Ganglienanlage gemacht hat.

Ich muss ferner BALFOUR darin Recht geben, dass die ersten Anfänge der ventralen Wurzeln rein protoplasmatisch sind, ja ich bin sogar dazu geneigt, was er von der »somewhat fibrous appearance« sagt, in Abrede zu stellen: mir erscheinen die ersten Anlagen der motorischen Wurzeln als zunächst homogene, ungeformte, plasmatische Ausflüsse des Medullarrohres (Taf. 22 Fig. 1—3, 16—19 *a*). Als solche treten sie dicht an der äußeren Begrenzung der Chorda hervor, in dem zu dieser ersten Zeit noch sehr schmalen Zwischenraum zwischen Chorda und Urwirbelmasse. Die letztere zeigt noch keine Sonderung in die eigentliche muskelbildende und bindegewebsbildende Partie — sie ist noch undifferenzirt: der hervorwachsende Nerv zeigt sich zwar in der nächsten Nähe dieser mesodermatischen Elemente, aber er berührt sie nicht, noch weniger drängen sich zellige Mesodermelemente an ihn heran.

Bekanntlich erfolgt die morphologische und histologische Differenzirung des Wirbelthier-, jedenfalls des Selachierembryo im Allgemeinen in einer von vorn nach hinten fortschreitenden Weise: der vordere Körperabschnitt geht dem hinteren der Zeit nach voran.

Indessen giebt es doch für mehrere Vorgänge der Entwicklung Abweichungen von dieser Regel, und dazu gehört auch die Entstehung der motorischen Nerven. Bekannt ist, dass die motorischen Hirnnerven beträchtlich später in die Erscheinung treten — falls nicht genauere Prüfung dieser schwer zu beobachtenden Vorgänge uns eines Besseren belehrt — als die Nerven des Rumpfes; aber auch an diesen scheint ein mittlerer Bezirk, etwa zwischen After und Ösophagus sowohl dem Halstheil als dem Schwanztheil vorauszueilen. Durch diesen Umstand wird es aber wesentlich erleichtert, den Fortgang der histogenetischen Processe zu verfolgen, welche an diesen plasmatischen Stümpfen der motorischen Wurzeln sich vollziehen, um aus ihnen die Nerven hervorgehen zu lassen, deren histologische Differenzirung in Achsencylinder und SCHWANN'sche Scheide wir zu eruiren haben.

Und in diesem Sinne gelingt es leicht, zu beobachten, dass die plasmatischen Wurzelanfänge sich zunächst an die muskelbildende

Partie der Urwirbel anlegen, während gleichzeitig die das Bindegewebe producirende, etwas unter der muskelbildenden gelegene Schicht dieser selben Urwirbel durch Zellvermehrung nach oben hinauf den Nervenstümpfen entgegenwächst, und einzelne Zellen sich dem Plasma der Nerven anschmiegen, ja auf einzelnen Schnitten sogar den Anschein erwecken, als fügten sie sich dem Plasma nicht nur an, sondern drängen in dasselbe ein (Taf. 22 Fig. 3 und 4). Sicher ist, dass die ersten Kerne, die man in mehr oder weniger intimem Contact mit der Substanz der motorischen Nervenwurzeln sieht, mesodermatischer Herkunft sind.

Das Anlegen an die innere Fläche des Urwirbels erfolgt auf der demselben zugewendeten äußeren Seite des protoplasmatischen Nervenstumpfes, nicht mit der am meisten ventralwärts gerichteten Spitze allein. Dadurch geschieht es, dass die Ansatzfläche des Nerven von vorn herein eine sehr breite ist und sich über fünf und mehr neben einander liegende Zellen des Myotoms erstreckt (Fig. 9).

Ich hebe nun bei dieser Gelegenheit ausdrücklich hervor, dass der motorische Nerv in seinem allerersten Entstehen, und ehe er noch eine Spur von Faserbildung, d. h. die Anlage von Achsencylindern erkennen lässt, bereits sein Endorgan erreicht hat, welches er nicht wieder verlässt (Fig. 10). Diesen Satz betone ich desshalb, weil die von HENSEN[1] aufgestellte, bekannte Theorie, so oft ihr auch im Allgemeinen widersprochen worden, doch auf einige specielle Betrachtungen gestützt worden ist, denen nicht bündig widersprochen worden ist. HENSEN argumentirt nämlich gegenüber den Angaben BIDDER und KUPFFER's vom Auswachsen der Nerven aus dem Medullarrohr mit den Worten: »jedoch hat Niemand bis jetzt das freie Ende eines solchen wachsenden Nerven gesehen. Man kann freilich nicht annehmen, dass etwa ein ganzer Nervenstamm auf einmal auswachse, in diesem Falle müsste jedenfalls das auswachsende Ende demonstrirbar sein. — Keine Einrichtung vermag ich zu denken, welche die Nerven an ihr richtiges Ende zu leiten vermöchte, welche es z. B. bewirken sollte, dass stets die vordere Wurzel an Muskeln, die hintere an nicht muskulöse Organe gehe« etc.

Diese Argumente haben gewiss einigen Werth, so lange man sich vorzustellen hatte, dass in der That ein Achsencylinder als Verlängerung einer Ganglienzelle aus dem Rückenmark hervorwachse

[1] Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. in: Zeit. Anat. Entw. Gesch. 1. Bd. pag. 372 ff.

und seinen Weg zu einer Muskelfaser nähme. Einmal wäre es schwierig, das freie Ende des Achsencylinders nachzuweisen, andererseits ließe sich kaum absehen, wie der eine Achsencylinder zu der einen bestimmten Muskelfaser gelange.

Nach meinen Beobachtungen treten aber Nerv und Muskel bereits in unmittelbare Berührung, wenn weder der eine noch der andere differenzirt ist und specifisch geformte Bestandtheile aufweist. Vielmehr tritt medullares Plasma aus dem Rückenmark hervor zu einer Zeit, wo der Urwirbel dem letzteren so unmittelbar anliegt, dass es schwer erscheinen müsste, diesen plasmatischen Fortsatz vor der Berührung mit den Zellen des Urwirbels zu schützen, und letztere bieten ihr eigenes Plasma dem Contact des Nervenplasmas so natürlich an, dass eine irgend wie geartete Verbindung oder wenigstens Berührung auf vergleichsweise lang gestreckter Fläche wie von selbst sich darbietet. Ist aber einmal dieser Contact hergestellt, so begreift sich leicht, dass die weitere Differenzirung sowohl des Nerven- wie des Muskelplasmas in gegenseitiger Abhängigkeit von einander geschieht und dass die stoffliche Vergrößerung beider Elemente, d. h. das Anwachsen des ursprünglich nur eine begrenzte Zahl von Urwirbelzellen enthaltenden Muskelsegments eben so wie die Vermehrung resp. Theilung der später in der medullaren Plasmamasse sich sondernden Achsencylinder keine principielle Schwierigkeit aufweist. In der That ist also bei den motorischen Nerven wenigstens das Treffen des auswachsenden Nerven auf die ihm bestimmte Endausbreitung kein Problem, das unübersteigliche Schwierigkeiten darböte und mittels einer Hypothese, wie die von Hensen erdachte, überbrückt werden müsste. Über die entsprechenden Verhältnisse der sensiblen Nerven behalte ich mir vor, an anderer Stelle zu sprechen.

Die bisher besprochenen Entwicklungsvorgänge der ventralen Nerven — es scheint mir unrichtig zu sein, nur von Nervenwurzeln zu sprechen, wo im Gegentheile die Berührung und wahrscheinliche Verschmelzung mit dem Endorgane so unmittelbar auf das erste Erscheinen des Nervenplasmas folgt — betreffen also

1) den Austritt von medullarem Plasma in Gestalt länglich ausgezogener conischer Gebilde (Fig. 1—3, 16—19).
2) das An-, eventuell Eindringen von vereinzelten mesodermatischen Zellen (Fig. 5, 6, 29),
3) die Anlage resp. Verschmelzung der äußeren Fläche dieser medullaren Plasmamasse mit dem noch undifferenzirten Plasma der nächstliegenden Zellen der Urwirbelsegmente (Fig. 4, 9, 16).

2. Eintritt von Medullarzellen in die motorischen Nerven.

Das nächste Moment in der histogenetischen Bildungsgeschichte der motorischen Nerven ist nun ein Vorgang, welcher, wie aus den oben citirten Angaben früherer Forscher hervorgeht, der vielleicht meist umstrittene der ganzen Nervenhistogenese ist: das Eindringen medullarer Zellen in den ausgetretenen und bereits in Contact mit dem Muskelplasma befindlichen motorischen Nerven. Dieser Vorgang, von BALFOUR, MARSHALL, VAN WIJHE behauptet, von HIS, KÖLLIKER und SAGEMEHL auf das entschiedenste in Abrede gestellt, findet ohne jeden Zweifel statt.

Um ihn aber richtig, oder wenigstens in kritisch schärferer Weise aufzufassen, bedarf es einer vorgängigen Beschreibung des Zustandes des Medullarrohres im Augenblick, wo der Austritt der erwähnten Zellen stattfindet.

Das Rückenmark besteht in diesem Zeitpunkt aus Medullarzellen, die an der breitesten Stelle etwa 3—4 Schichten bilden. Eine Scheidung in Zonen ist nirgends wahrzunehmen: die innerste Schicht der Zellen, d. h. die den Centralcanal umschließende, zeigt einige karyokinetische Figuren, die mittleren Schichten zeigen körnige, etwas längliche Zellen, die sich mit Carmin scharf färben, die äußerste Schicht lässt an verschiedenen Stellen runde, etwas größere Zellen erkennen, die bedeutend blasser und weniger körnerreich sind, als die mittleren; daneben freilich enthält sie auch eine hinreichend große Anzahl jener körnerreichen (Fig. 5, 10, 13).

Von der sog. weißen Substanz ist noch keine Spur vorhanden. Die Stellen, an denen sie später zuerst auftritt, sind einstweilen von Medullarzellen und deren Plasma eingenommen. Eben so wenig existiren irgend welche Spuren differenzirter Neuroglia oder Myelospongium — auch ist noch nicht der geringste Anfang zur Bildung einer mesodermalen Hülle des Rückenmarks gemacht. Die Zellen, aus denen diese Hülle sich später herstellt, stecken noch innerhalb der Wandung der Urwirbel.

Wie man aus dieser Beschreibung erkennt, muss ich BALFOUR Recht geben, der die ersten Anfänge der motorischen Nervenbildung früher beobachtet hat, als HIS und SAGEMEHL; Letzterer behauptet, dass die weiße Substanz schon einen Mantel um die ventralen Partien des Rückenmarks bilde, ehe die motorischen Nerven austreten, und benutzt sogar diesen vermeintlichen Umstand als Argument

gegen die BALFOUR'sche Beobachtung vom Austritt der Nervenzellen, da die weiße Substanz Zellen nicht durchlasse (l. c. pag. 33.) HIS seinerseits lässt bereits das Myelospongium gebildet sein und hat die motorische Wurzel überhaupt nur als bereits differenzirte Achsencylinder beobachtet, ja er beschreibt gleichzeitig andere Fasern, welche ventralwärts gerichtet sein sollen und mit den Fasern seiner Bogenschicht in die vordere Commissur eintreten. Von solchen Fasern ist zu der Zeit, da die ersten Medullarzellen in die plasmatische Nervenwurzel austreten, bei Selachiern wenigstens keine Spur zu erkennen.

Dorsal ereignet sich um die Zeit des ersten Austritts von Medullarzellen in die motorischen Wurzeln der erste Anfang der Ganglienbildung in Gestalt geringer Erhebung und Vermehrung der Zellen des Daches[1]. Ich betone aber, dass diese Wucherung der dorsalen Medullarzellen eben erst beginnt, während schon jenes Auswandern anfängt. Auch darin stimme ich mit BALFOUR überein; die entgegengesetzten Angaben und Zeichnungen von SAGEMEHL und HIS, welche die sensiblen Ganglien schon weit herabgestiegen zeichnen (SAGEMEHL l. c. Taf. II pag. 13), beweisen meines Erachtens nur, dass ihnen die ersten Stadien der motorischen Nervenanlage entgangen sind, was bei anderem Materiale als den Selachiern sehr begreiflich ist. Um so weniger aber kann ich HIS beipflichten, wenn er behauptet: »bevor weiße Substanz da ist, finde ich keinerlei Andeutung von Vorgebilden vorderer Wurzeln. Auch nachdem die ersten Schichten weißer Substanz aufgetreten sind, sind vordere

---

[1] Vor Ablieferung dieses Manuskripts ist ein bemerkenswerther Aufsatz von KASTSCHENKO (Anat. Anzeiger 3. Jahrg. pag. 463 ff.) erschienen, worin die Bildung der Ganglienleiste etc. von Neuem beschrieben wird. Ich schließe mich der Darstellung des russischen Forschers in Allem an, besonders in dem Widerspruche gegen BEARD u. A., welche Ectodermzellen in die Ganglien aufgehen lassen. Ich habe mich auch ganz besonders bei der Entwicklung des Nervus lateralis davon überzeugt, dass er keine Ectodermzellen in sich aufnimmt, sondern anfänglich von den Letzteren fast eingescheidet wird, ohne im geringsten selbst anders weiter zu wachsen, als irgend einer der übrigen Nerven.

Der KASTSCHENKO'schen Darstellung möchte ich noch hinzusetzen, dass die Ganglienleiste ihre Zellen zu einer Zeit der Bildung des Medullarrohres empfängt, wo dessen dorsale Partie noch durchaus den Charakter der embryonalen Epidermiszellen besitzt, nicht schon den der eigentlichen Medullarzellen. Die Umwandlung dieser embryonalen Zellen in ganglienartige Zellen erfolgt erst nach Abtrennung der Ganglien vom Medullarrohre und zeigt dann von Anfang an einen Unterschied der centralen und corticalen Zellen. Doch darüber an anderer Stelle.

Wurzeln nicht gleich zu sehen« etc. Ja, wenn His *Scyllium*-Embryonen von 23—25 mm Länge untersucht hat, so ist es allerdings nicht zu verwundern, dass er die ersten Anlagen der motorischen Nerven verfehlt hat, denn sie treten bei sehr viel jüngeren Stadien schon auf, ehe noch jene Bindesubstanzscheide um die Chorda existirt, von der His spricht.

Muss ich nun also auch nach alledem mich zunächst auf die Seite von Balfour und die ihm folgenden Marshall und Van Wijhe stellen, so weit das Factum in Frage steht, ob überhaupt Medullarzellen in die motorische Nervenanlage übergehen, so bin ich doch nicht geneigt, ohne Weiteres zuzugeben, dass die spindelförmigen Zellen, welche Balfour zeichnet (l. c. Fig. 267), Medullarzellen seien, oder überhaupt, dass sein schematisch entworfenes Bild dem wirklichen Befunde entspräche. Eben so wenig kann ich mit Van Wijhe mich dem Glauben überlassen, dass es sich um eine wirkliche, wenn auch nur vorübergehende Ganglionbildung handle. Doch verfolgen wir zunächst den Process selbst, der uns hier interessirt.

In den beiden ventralen Seitentheilen des Medullarrohres sieht man während des Beginnes der motorischen Wurzelbildung eine Art von Zusammenrücken der Medullarzellen, ja was noch charakteristischer ist, die Form derselben erleidet eine gewisse Veränderung, sie verlängern und verschmälern sich, gleichsam als ob sie seitlich zusammengepresst würden, oder als ob ein Zug in der Richtung ihrer Längsachse auf sie ausgeübt werde (Fig. 3—5). Die Richtung dieses Zuges geht gerade auf die Stelle zu, aus welcher der plasmatische Nervenstumpf hervortritt. Bei Schnitten von 5 μ Dicke gelingt es vielleicht nur an der Peripherie des Centralcanales eine einzelne Zellschicht vor das Auge zu bekommen: an allen übrigen Theilen des Medullarrohres liegen die Zellen schon in doppelter Schicht, d. h. also ihr Dickendurchmesser ist geringer als 5 μ. Aber an den Nachbarbezirken des Austritts der motorischen Nervenstümpfe kann man sogar drei Schichten beobachten — und daraus lässt sich schließen, dass ein Zusammendrängen der Zellen nach dieser Stelle stattfindet.

Es gelingt nun sehr leicht, bei Durchmusterung einer solchen Querschnittserie Schnitte zu finden, in denen solche Medullarzellen halb in dem Umfang des Rückenmarks, halb aber schon in dem ausgetretenen Plasma der Nervenwurzel liegen (Fig. 5, 19), ja nicht bloß eine sondern mehrere solcher Zellen finden sich vor. Es ist nicht leicht, ein solches Bild anders aufzufassen, als dass es sich factisch um einen Austritt von Medullarzellen in den plasmatischen Nerven-

stumpf handelt. Ja, noch mehr. Es ist bekannt, nachdem zuerst ALTMANN darauf hingewiesen hat, dass die Zellvermehrung im Medullarrohr ausschließlich in der den Centralcanal umgebenden Zellschicht vor sich geht — und in der That wird man wenig Schnitte finden, in denen Zelltheilungsfiguren in der Umgebung des Centralcanals auch des Selachierrückenmarks fehlten. Aber die Regel, dass nur in dieser Schicht die Zellvermehrung vor sich gehe, erleidet doch Ausnahmen, wie schon RAUBER[1] hervorhob; ich kann nun noch hinzusetzen, dass gerade dicht an der Wurzel der motorischen Nerven sich gleichfalls Zelltheilungen vorfinden, und habe eine Reihe derselben auf Tafel 22 abbilden lassen (Fig. 8, 12, 13, 21, 23, 25, 27). Die Zelltheilungen an dieser Stelle der Peripherie konnten freilich immerhin noch so gedeutet werden, als handle es sich darum, die Zellen im Inneren des Marks zu vermehren, um eine größere Zahl von Nervenfasern direct in die Wurzel eingehen zu lassen. Aber ich habe auch einen Fall beobachtet, wo unzweifelhaft die eine Hälfte der in Theilung begriffenen Zelle im Rückenmark, die andere aber gänzlich im plasmatischen Nervenstumpf belegen ist, so dass nach vollzogener Theilung diese letztere als Zelle ausschließlich der Nervenwurzel angehören muss (Fig. 32). Und eine große Reihe anderer Bilder lassen kaum einen Zweifel zu, dass es sich wirklich um ein solches Auswandern von Medullarzellen handelt.

Es wäre ja natürlich am entscheidensten, wenn es gelänge, durch irgend welche Differenzirungsfärbung die ausgetretenen Medullarzellen von den zugetretenen Mesodermzellen des Nervenstumpfes zu unterscheiden; leider ist mir das bisher noch nicht gelungen, und alle Versuche, die Zellen nach ihrem äußeren Erscheinen zu unterscheiden, sind bisher gescheitert. Es finden sich Zelltheilungen auch noch im Inneren des plasmatischen Nervenstumpfes, und es ist gar nicht unwahrscheinlich, dass es Medullarzellen sind, die sich erst nach ihrem Austritt aus dem Rayon des Rückenmarks theilen — aber eine Sicherheit der Diagnose besteht nicht: es können auch Mesodermzellen sein, wie rund herum sich solche, auch in der Theilung begriffene, finden.

Charakteristisch ist es nun und sehr der Erwähnung werth, dass auf den weiteren Entwicklungsstufen, die hier bereits stillschweigend

---

[1] A. RAUBER, Über die Mitosen des Medullarrohres. in: Zool. Anzeiger 9. Jahrg. 1886. pag. 159 ff.

hereinbezogen sind, die Dicke des plasmatischen Nervenstumpfes stark zugenommen hat. Während in den ersten Stadien, und noch ehe eine Medullarzelle in denselben eingetreten ist, der Stumpf nur in einem Schnitte von 5 μ Dicke gefunden wird, nimmt er dann, wenn bereits mehrere Medullarzellen in ihn ausgewandert sind, oft 3—4 Schnittdicken ein, wobei freilich zu berücksichtigen bleibt, dass seine Längsachse nicht durchaus parallel mit dem Durchmesser des Querschnittes liegt.

Kann nun aber, nach meiner festen Überzeugung, das Factum der Einwanderung von Medullarzellen in den plasmatischen Nervenstumpf nicht in Abrede gestellt werden, so ergiebt sich ganz von selbst die Frage: was bedeuten diese Zellen für die weitere histologische Differenzirung des Nerven? Wie verhalten sie sich, genetisch, zu den späteren Differenzirungsproducten der motorischen Nerven, den Achsencylindern, der SCHWANN'schen Scheide, dem Marke?

Zur Beantwortung dieser Fragen gehört zunächst die Untersuchung, ob und welche Elemente in der ersten Bildungsgeschichte sich noch der bisher erörterten Grundlage der motorischen Nerven anschließen. Es handelt sich vor allen Dingen um die Mesodermelemente, die ja nach der Auffassung von HIS, KÖLLIKER, SAGEMEHL u. A. die einzigen zelligen Elemente sein sollen, welche sich am Aufbau der motorischen Nerven betheiligen.

Zur Zeit der ersten plasmatischen Anlage der motorischen Nerven besteht der daneben liegende Urwirbel aus einer doppelten Schicht von Zellen, die dorsal eine mit der anderen sich verbinden, ventral in der bekannten Weise mit den beiden Blättern der Pleuroperitonealhöhle zusammenhängen. Der dem eigentlichen Myotom entsprechende Theil des Urwirbels zeigt noch ganz genau die Einschichtigkeit besonders auch der inneren Wandung des Urwirbels, nur gegen die sog. Urwirbelhöhle zu sieht man im Plasma karyokinetische Figuren.

An einer bestimmten Stelle dieser inneren Wandung, gerade gegenüber dem unteren Rande der Chorda dorsalis nimmt die Zellvermehrung zunächst bedeutender zu (Fig. 2 *c*), es entsteht eine Wucherung, ja wohl auch Ablösung einer Zelle derselben; die Wucherung und Ablösung richtet sich dorsalwärts, gerade gegen die Stelle des Medullarrohres, aus welcher entweder die plasmatische Nervenwurzel schon hervorgetreten ist oder demnächst hervortreten wird. Dadurch wird die letztere von der Chordaperipherie abgedrängt (Fig. 3),

dann aber auch umwachsen, so dass man auch dorsal von ihr Mesodermzellen findet, die allmählich zwischen Medullarrohr und muskelbildender Schicht des Urwirbels hinaufsteigen und auch die nach unten wachsenden Spinalganglien umgeben und in späteren Stadien theils allein, theils verbunden mit den dorsalwärts auswachsenden Spitzen der Urwirbel, die gesammten Mesodermelemente bilden, die sich hier ansammeln[1].

In den auch oben gegen die Nervenwurzeln und Ganglienanlage auswachsenden Mesodermpartien geht die Zelltheilung ungestört weiter, so dass sehr bald eine ziemlich dichte Schicht Mesodermzellen sich zwischen Rückenmark und Chorda einerseits und den muskelbildenden Partien der Myotome andererseits lagert.

Es ist mir nun leider nicht geglückt, irgend ein entscheidendes Kriterium zu finden, wodurch sich diese Mesodermelemente von den auswandernden Medullarzellen der motorischen Nerven oder auch von denen die herabsteigenden, sensiblen Ganglienanlagen bildenden unterscheiden ließen, und damit ist eigentlich der ganzen weiteren Untersuchung ein Halt! geboten. Denn in der That gehören diese Mesodermelemente der Gesammtanlage der motorischen Nerven schon an, ehe eine weitere histologische Differenzirung in Achsencylinder und Scheide erfolgt. Welchen Antheil also an definitiven Bildungen der Nerven und seiner Scheiden das Medullarplasma, die auswandernden Medullarzellen und die einwandernden resp. umscheidenden Mesodermzellen haben, bleibt zweifelhaft und weiterer Forschung vorbehalten.

Ich bin leider nicht im Stande, schon jetzt die Untersuchungen, die ich unternommen, um die gesammte Ausbildung eines Spinalnerven an der Hand der Entwicklungsgeschichte zu verfolgen, in weiteren Einzelheiten vorzulegen — andere Pflichten unterbrechen diese Thätigkeit, ich hoffe aber bald darauf zurückzukommen. Indess liefern doch die vorstehenden Mittheilungen einigen Anhalt, um die Vorstellung, als wüchsen die Nerven von Hause aus in Gestalt von

[1] Besonders an der hinteren Rumpf- und Schwanzpartie von *Mustelus* und anderen, aber nicht allen Embryonen wachsen diese dorsalen Theile der Urwirbel schon so früh aus, dass sie bereits in der Mittellinie zusammenstoßen und eine zwei- oder mehrschichtige Mesodermzelllage zwischen Ectoderm und Medullarrohr herstellen, ehe das letztere zum Beginne der Ganglienbildung schreitet — ein Umstand, der den vielleichtschon gegenstandslos gewordenen Streit am sichersten schlichtet, ob die Spinalganglien aus dem Ectoderm oder dem Medullarrohr oder einer zwischen beiden, aber mit beiden noch in continuirlichem Zusammenhang befindlichen Zwischenschicht entstehen.

nackten Achsencylindern an ihre Endorgane heran, zweifelhaft zu machen.

Wenn z. B. KÖLLIKER (Entwicklung des Menschen. 2. Aufl. pag. 621) sich folgendermaßen ausspricht: »Die Stämme der sensiblen und motorischen Nerven treten ohne Ausnahme in erster Linie als Bündel feinster paralleler Fäserchen auf, zwischen denen keine Kerne und keine Zellen sich befinden«, so ist das eine Anschauung, die ich einstweilen nicht theilen kann. Von feinen parallelen Fäserchen ist »in erster Linie« keine Rede, sondern von einer mehr oder weniger homogenen Plasmamasse, in welche ebensowohl Kerne und Zellen aus dem Medullarrohre wie aus dem umgebenden Mesodermgewebe eintreten. Die Fäserchen, d. h. die Achsencylinder, halte ich für Differenzirungsproducte eben dieses Plasmas. Dies Plasma tritt in Contact mit dem Plasma der Endorgane — ob dieser Contact irgend welche functionellen Beziehungen darbietet, lasse ich dahingestellt — und erst nachdem die Einwanderung der erwähnten Medullar- und Mesodermzellen stattgefunden hat, erkennt man etwas von den »Fäserchen«, wie sie KÖLLIKER, HIS, SAGEMEHL u. A. beschreiben.

Es bleibt freilich fraglich, ob man sich vorstellen soll, dass diese Fäserchen, d. h. die ersten Andeutungen des Achsencylinders, vom Medullarrohre in die Plasmamasse des Nerven hineinwachsen, oder ob eine allmählich vorschreitende Differenzirung dieses Plasmas selbst den Achsencylinder bilde. Man fragt sich aber, wenn die erste dieser Alternativen vorgezogen wird, zu welchem Zwecke, resp. zu welcher Function, dieses Plasma dann berufen sei? Denn wenn der Achsencylinder in das Plasma als Neubildung vom Medullarrohre aus erst eindringt, so würde eben dies Plasma seine unmittelbare und nächste Scheide bilden, um die herum erst die Mesodermscheide sich lagern könnte. Welchem Theile des definitiven Nerven entspräche dann diese Plasmascheide? Etwa der späteren Markscheide? Dieser Meinung scheint VIGNAL zu sein, welcher in seiner sehr interessanten Abhandlung »Développement des tubes nerveux chez les Embryons« (Arch. Phys. Paris (3) Tome 1 1883, pag. 518) sagt: »Les faisceaux eux-mêmes . . . sont formés par une substance homogène se colorant peu par l'osmium et probablement de nature protoplasmique, englobant dans son intérieur un nombre considérable de fines fibrilles disposées parallélement au grand axe du faisceau.« Und weiterhin pag. 538: »La substance homogène qui formait primitivement tout le nerf, et qui plus tard

englobe et entoure les fibrilles du cylindre-axe, paraît jouer un certain rôle dans la formation de la myéline.« Meine eignen Studien sind noch nicht so weit vorgeschritten, um diese Hypothese bejahen oder verneinen zu können — der Beachtung scheint sie aber unter allen Umständen werth zu sein. Von anderer Seite, wie z. B. von BOVERI in seinen »Beiträgen zur Kenntnis der Nervenfasern« (Abh. Akad. München 15. Bd. 1885 pag. 30 ff.) ist diese Anschauung VIGNAL's auf Grund histologischer Untersuchungen abgewiesen worden — ob mit Recht, wird wohl erst die combinirt histologisch-embryologische Untersuchung feststellen können, so schwierig sie auch sein mag. BOVERI hält das Mark für ein mesodermatisches Produkt, und seine Argumente sind recht lesbar — aber das Factum, dass die erste Grundlage des entstehenden Nerven Plasma ist, und dass innerhalb dieses Plasmas die Fibrillen auftreten, außerhalb desselben mesodermatische Elemente, lässt die Anschauung, dass dies Plasma irgend welchem Product des fertigen Nerven außerhalb des Achsencylinders zu Grunde liege, vollständig gerechtfertigt erscheinen. Weitere Untersuchungen sind freilich unumgänglich erforderlich, um diese Frage zu lösen.

HIS giebt in dem Aufsatz »Über das Auftreten der weißen Substanz und der Wurzelfasern« (Arch. Anat. Phys. Anat. Abth. 1883. pag. 168 ff.) ein Bild davon, wie er sich die Entwicklung der eigentlichen Nervenfaser und ihrer Beziehung zum Endorgan, d. h. der Muskelplatte denkt. Nach seinen Angaben existire zwischen den Urwirbeln und dem Medullarrohre eine compacte, 0,1—0,15 mm breite Substanzbrücke, deren größere, dorsale Hälfte vom Spinalganglion eingenommen und beinahe völlig ausgefüllt ist. Die ventrale Hälfte der besagten Substanzbrücke bestehe aus Bindesubstanz mit zahlreichen Zellen.

»Die Bündel der Wurzelfasern treten quer durch die Substanzbrücke und dringen bis in die Nähe der Segmental- (Urwirbel-) Höhle vor. Schon bei schwächerer Vergrößerung erkennt man ihren Weg als helle Straße innerhalb des dunkleren umgebenden Gewebes. In der Nähe der Segmentalhöhle angelangt ändern die Fasern rasch ihre Richtung. Ein Theil derselben wendet sich als Ramus posterior dorsalwärts, ein anderer Theil verläuft, der Höhlenwandung entlang, ventralwärts. Letztere Fasern bilden ein compactes Bündel, das dann mit einem Male aufhört.«

Diese Anschauung stimmt nicht mit den von mir beobachteten Thatsachen überein. Die sog. Substanzbrücke existirt nicht zur Zeit

der ersten plasmatischen Anlage des motorischen Nerven, weder das Spinalganglion noch die Mesodermzellmasse. Vielmehr bildet das Plasma selbst die Substanzbrücke, wie oben dargelegt, und erst nachher treten die übrigen Elemente hinzu. Und von einem auswachsenden Bündel von Fibrillen ist nichts zu sehen, ja, auch für die spätere Scheidung in dorsale und ventrale Äste ist immer festzuhalten, dass Plasma voran geht, in dem erst nachträglich Fibrillen auftreten. Und was die Ablenkung der Fasern durch den Widerstand der entgegenstehenden Wandung des Urwirbels anlangt, so kann ich auch dieser Anschauung nicht zustimmen. Mir scheinen die Verhältnisse anders zu liegen. Das Plasma legt sich, wie oben beschrieben, gleich von vorn herein in breiter Fläche an das Plasma der muskelbildenden Schicht des Urwirbels an; mit dem Wachsthum dieser Schicht nach oben und nach unten wächst auch das Nervenplasma und schiebt sich dorsalwärts und ventralwärts. Wenn nachher in dem Plasma sich die Achsencylinder differenziren, so folgen sie eben der Verschiebung resp. dem Auswachsen des Plasmabodens, in dem sie entstehen, und haben schwerlich das Bedürfnis und die Fähigkeit, weiter zu wachsen als dieses Plasma reicht. Wenn aber dies Plasma den Contact mit dem Muskelplasma erreicht hat, so kann es sich wohl noch im Zusammenhang mit dem letzteren in immer feinere Beziehungen gliedern, aber sein isolirtes Weiterwachsen ist eo ipso durch den erreichten Contact ausgeschlossen.

Doch auf diese Verhältnisse des wachsenden Nerven will ich hier nicht speciell eingehen, dazu werde ich demnächst in zusammenhängender Schilderung Gelegenheit haben. Ich verschiebe darum, wenn auch ungern, Erörterungen über die Anschauungen, welche Kölliker in seinem Aufsatze »Histologische Studien an Batrachierlarven« (Zeit. Wiss. Z. 43. Bd. 1885. pag. 1—40) ausgesprochen hat, mit denen meine Befunde indess an mehr als einer Stelle wohl in Harmonie zu setzen sind.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 22.

a plasmatische Anlage des Nerven,
b muskelbildende Zellschicht des Urwirbels,
c Bindegewebe bildende Partie des Urwirbels.

Fig. 1—10. *Mustelus*-Embryo von 5,5 mm Länge, mit vier Kiemenspalten.

Fig. 1. Querschnitt aus der hinteren Rumpfgegend. Weder die Spinalganglien noch der Urnierengang sind an dieser Partie angelegt, bei *a* erkennt man aber die plasmatische Anlage des motorischen Nerven. (Vergr.: 250.)

Fig. 2. Derselbe Schnitt in mehr als doppelter Vergrößerung. (Vergr.: 550.)

Fig. 3. Aus demselben Embryo ein um Weniges weiter kopfwärts gelegener Schnitt. Auf diesem Stadium ist die erste Wucherung der Spinalganglien und die äußerste Grenze des nach hinten wachsenden Urnierenganges zu erkennen. Der plasmatische Nerv *a* ist länger und voluminöser geworden, er wächst den nach oben wandernden Bindegewebszellen entgegen. Auf der rechten Seite streckt sich eine Medullarzelle gegen die Basis des Nerven zu, um in ihn einzuwandern; *e* dunklere körnigere, *f* blassere rundere Medullarzellen. (Vergr.: 550.)

Fig. 4. Derselbe Embryo. Noch weiter nach vorn gelegener Schnitt aus der Rumpfgegend. Der Plasmanerv hat sich der muskelbildenden Schicht und ihrem Plasma dicht angeschmiegt. Die Bindegewebszellen umgeben ihn, sind aber noch nicht an ihn herangewachsen. (Vergr.: 550.)

Fig. 5. Derselbe Embryo, dreizehn 5 μ-Schnitte weiter nach vorn. In den plasmatischen Nerven sind Medullarzellen eingewandert, resp. im Begriff einzuwandern. Es ist zweifelhaft, ob die Zelle *g* Medullar- oder Mesodermzelle ist. (Vergr.: 550.)

Fig. 6. Derselbe Embryo. Acht Schnitte weiter nach vorn. An der Basis des plasmatischen, von Bindegewebszellen umgebenen Nerven liegt in der Medulla eine Zelle, welche sich zur Theilung anschickt. (Vergr.: 550.)

Fig. 7. In den plasmatischen Nerven einwandernde Medullarzellen. (Vergr.: 550.)

Fig. 8. Theilung einer Medullarzelle an der Basis des plasmatischen Nerven. (Vergr.: 550.)

Fig. 9. Derselbe Embryo, Schnitt durch die vordere Rumpfgegend. In dem plasmatischen Nerven sieht man eine Menge Zellen theils mesodermatischer theils medullarer Herkunft. Die Anlagerungsfläche an die muskelbildende Zellschicht des Urwirbels ist sehr beträchtlich. (Vergr.: 550.)

Fig. 10. Noch weiter vorn. Die plasmatische Platte ist wesentlich verbreitert und enthält zahlreiche Zellen beiderlei Provenienz. (Vergr.: 550.)

Fig. 11—15. Von einem 10 mm langen *Pristiurus*-Embryo.
Diese Schnitte bedürfen keiner Erklärung, sie geben eine Anschauung von den Verhältnissen der Zelltheilung an der Übergangsstelle vom Medullarrohre zum motorischen Nerven. (Vergr.: 550.)

Fig. 16—19. Von einem 3 mm langen *Pristiurus*-Embryo.
Diese Schnitte zeigen die erste plasmatische Bildung der motorischen Nerven. Sie sind aus der Mitte des Rumpfes genommen, die Fig. 17 und 18 zeigen denselben Nerven, Fig. 16 einen weiter nach hinten, Fig. 19 einen weiter nach vorn liegenden Nerven. Von den Spinalganglien erkennt man erst in dieser Körperregion die ersten Zellvorwucherungen. Ob die in den Fig. 17 und 18 im Plasma des Nerven befindlichen Zellen medullarer oder mesodermaler Herkunft sind, lässt sich nicht entscheiden. (Vergr.: 550.)

Fig. 20—26. Von einem 10 mm langen *Pristiurus*-Embryo. Die 4. und 5. Kiemenspalte sind noch geschlossen, am vordersten Kiemenbogen ist die erste Knospe eines Kiemenblättchens zu erkennen. (Vergr.: 550.)

Fig. 20, 22 und 26 zeigen die Beziehungen der plasmatischen Nervenanlagen zu den Urwirbeln, sowohl zu den muskelbildenden, wie zu den Bindegewebe bildenden Abschnitten.

Fig. 21, 23, 24 zeigen Mitosen von Medullarzellen an der Basis,

Fig. 25 im Inneren des plasmatischen Nerven.

Fig. 27—32. Von einem 5 mm langen *Scyllium canicula*-Embryo aus der hinteren Rumpfgegend.

Diese Schnitte zeigen dieselben Verhältnisse wie oben; Mitosen an der Wurzel der Nerven, Fig. 32 eine Zelltheilung, deren eine Hälfte im Medullarrohre, die andere im Nerven gelegen ist. (Vergr.: 550.)